Role des Aviculopectinidae *dans la morphogénèse des Dysodontes Mésozoiques.*

Par Henri et Geneviève Termier.

Caractères généraux des Aviculopectinidae.

En 1906 Etheridge (1) créait une famille pour certains genres paléozoïques d'*Aviculacea* pectiniformes. Les *Aviculopectinidae* avaient une couche interne nacrée et une large aréa ligamentaire pourvue d'un résilifère médian en forme de triangle, ces deux caractères les plaçant auprès des *Aviculidae*. Mais leur musculature se rapprochait davantage de celle des *Pectinidae* par l'existence d'un seul muscle (postérieur) inséré au voisinage du centre des valves : les deux familles ne se distinguent à ce point de vue que par quelques détails. Ce caractère permet de ranger les *Aviculopectinidae* parmi les Monomyaires, comme les *Pectinidae*, les *Limidae*, les *Spondylidae* et les *Ostreidae*.

En 1937, Norman D. Newell (2), révisant les *Pectinacea* du Pennsylvanien et du Permien du Kansas, reconnaît 3 sous-familles d'*Aviculopectinidae* : les *Aviculopectininae*, pectiniformes et à fixation byssale, les *Pseudomonotinae*, qui ont des oreillettes peu distinctes et sont fixés par la valve droite, et les *Streblochondriinae* dont l'oreillette antérieure est très développée, tandis que la postérieure reste petite. Cet auteur donne (p. 43, fig. 17) une phylogénie hypothétique des divers genres de ces sous-familles et de leurs voisins immédiats.

Les caractères hybrides des *Aviculopectinidae* devaient entraîner les paléontologistes à y voir l'une des « plaques tournantes » de l'histoire des Lamellibranches Anisomyaires. C'est l'impression que l'on retire de la lecture d'un ouvrage comme celui de Félix Bernard [3, p. 557] qui les considère comme un « type de transition entre les Aviculidés et les Pectinidés », puis (p. 565) comme les ancêtres des Limidés. Il ne serait donc pas exact de placer comme l'a fait Hind (4) le genre *Aviculopecten* purement et simplement dans la famille des *Pectinidae*.

Origine des Pectinidae.

Reprenant des constatations faites par de Koninck (6) et par Frech (7), Norman D. Newell a pu tirer de ses observations sur les caractères internes et externes de 17 genres, lesquelles sont poussées

à une extrême minutie, des hypothèses sur les relations phylogénétiques détaillées de ces genres entre eux et avec les *Pectinidae.* Pour soutenir une filiation qui lui paraît probable, il invoque deux arguments : d'une part la ressemblance extérieure de la forme et de l'ornementation, ainsi que la disposition musculaire, d'autre part l'évolution, prise sur le vif, du ligament cardinal. Nous ajouterons que dans une discussion d'ordre phylogénétique on peut ne pas tenir compte de la texture de la couche interne, nacrée chez les *Aviculopectinidae,* porcelanée chez les *Pectinidae,* car une telle dualité existe au sein de plusieurs autres familles de Lamellibranches et aussi chez les Gastéropodes.

Evolution du ligament.

Les *Aviculacea* les plus primitifs possèdent une aréa externe où vient s'appliquer un ligament principalement fibreux avec seulement un liseré externe de ligament lamellaire. C'est le cas des jeunes *Liopteria, Ptychodesma, Pseudaviculopecten.* Un ligament de ce type se rencontre encore chez *Pterinopecten* et *Lyriopecten* où il est disposé en chevrons comme dans le genre *Arca.*

Chez les *Aviculidae,* tels que *Pinctada* (= *Meleagrina,* fig. 1), l'aréa ligamentaire occupe encore tout le bord cardinal, mais une fossette triangulaire, ou résilifère, oblique à partir du crochet, témoigne de la différenciation du ligament en 3 parties : un résilium fibreux et calcifié dans la fossette centrale et un ligament lamellaire distribué symétriquement de chaque côté. Cette disposition est celle d'*Aviculopecten* et de *Pseudomonotis.*

Chez les *Pectinidae* (fig. 2), un liseré de ligament lamellaire obsolète souligne la commissure cardinale, tandis que le résilifère occupé par le ligament élastique forme un cuilleron triangulaire interne. Ce ligament interne ne joue plus le même rôle mécanique que les ligaments externes cités ci-dessus mais Norman D. Newell croit avoir trouvé un terme de passage entre le type *Aviculopecten* et le type *Pecten* dans le genre *Limopsis* qui possède un résilium fibreux et calcifié de part et d'autre duquel le ligament lamellaire s'amenuise, ne restant important qu'en bordure du résilifère.

Terminons la série en ajoutant que, chez les *Spondylidae* et les *Plicatulidae,* le résilium seul subsiste, interne, au milieu de la charnière (fig. 3).

Origine des Ostreidae.

Certains zoologistes considèrent les *Ostreidae* comme des *Aviculidae* d'un ordre supérieur (6 *bis,* p. 92). Cependant, l'origine de cette famille reste obscure. Pour H. Douvillé (7 *bis*) elle est peut-être chez les *Limidae.* L'une des hypothèses les plus séduisantes a été émise en 1888 par Jackson (7), qui, faisant descendre les

Ostreidae des *Aviculidae*, trouva dans le sillon limitant le lobe postérieur des valves de *Gryphaea* et d'*Exogyra* un homologue de celui de certains *Aviculidae*. Un tel sillon se rencontre aussi chez l'aviculopectinidé *Pseudomonotis*. Mais N. D. NEWELL estime cet argument insuffisant pour prouver une parenté directe entre *Aviculidae* et *Ostreidae*. Cet auteur, sans nier la grande ressemblance existant entre les formes et les ligaments de *Gryphaea* et de *Pseudomonotis* tient pour contraire à la filiation supposée le fait que les *Aviculidae*, les *Aviculopectenidae* et les *Pectinidae*, lorsqu'ils sont fixés par une valve le sont par la valve droite, tandis que les *Ostreidae*

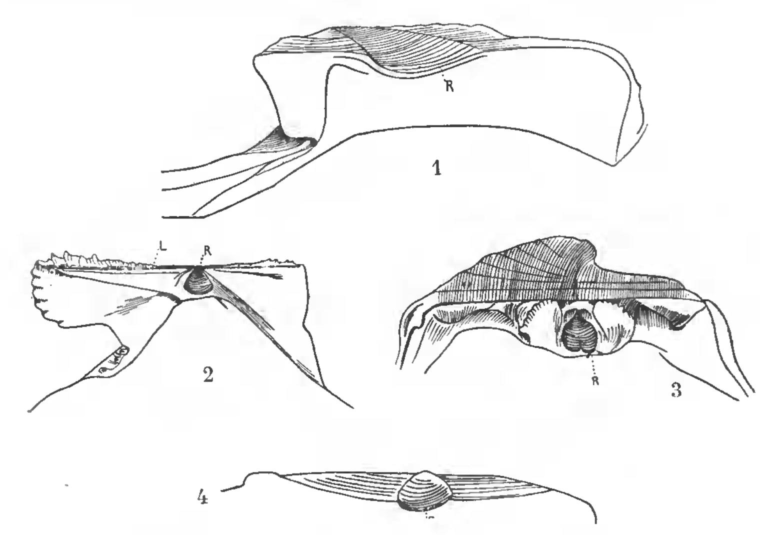


FIG. 1, Charnière de la valve droite de *Pinctada* (Aviculidés) ; 2, Charnière de la valve droite de *Chlamys* (Pectinidés) ; 3, Charnière de la valve droite de *Spondylus* (Spondylidés) ; 4, Charnière de *Pseudomonotis* (Aviculopectinidés). R : résilifère, L : ligament.

le sont par la valve gauche. Cependant le Dr L. R. Cox a bien voulu nous communiquer par lettre les résultats de sa grande compétence concernant les formes triasiques rapportées aux *Ostreidae*. Nous résumons ici ses observations, encore inédites. Les espèces envisagées, réunies dans le genre *Enantiostreon* BITTNER semblent indiquer des relations avec les *Plicatulidae*, et peut-être même une communauté d'origine pour les deux familles ; ce sont des Huîtres plissées, fixées tantôt par la valve droite *(E. spondyloides, E. multicostata, O. haidingeriana)*, tantôt par la valve gauche *(O. montiscaprilis)*, tantôt peut-être même par l'une ou l'autre valve *(E. cristadifformis)*. Ces arguments parlent en faveur d'un passage, qui se serait réalisé durant les temps triasiques, entre la fixation droite

et la fixation gauche, et nous paraissent supprimer l'opposition qui semblait jusqu'à ce jour s'élever entre *Aviculacea* et *Ostreidae.* Rappelons que, pour la plupart des paléontologistes, les Chamidés et les Rudistes ont été fixés les uns par la valve droite, les autres par la valve gauche.

La forme ostréenne.

Nous venons de dire qu'il y avait des Aviculoïdes et des Pectinoïdes fixés par une valve. Ces formes offrent souvent alors un aspect ostréen qui a pu surprendre les géologues. On en connaît chez les

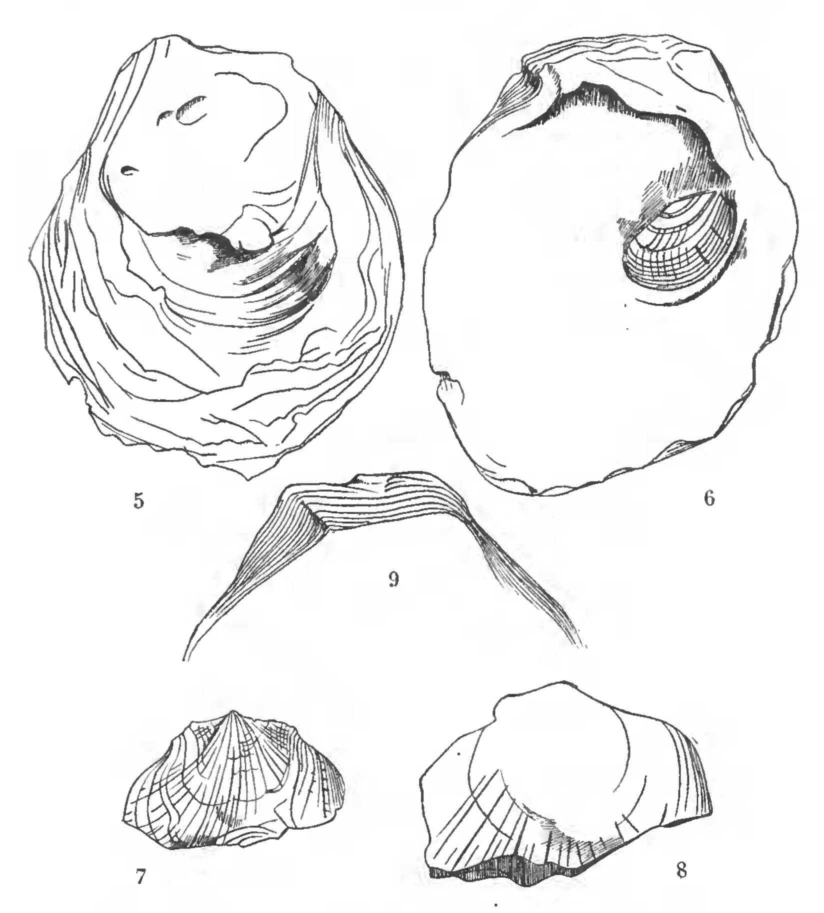


FIG. 5-6, *Pachypteria Gevini* H. G. Termier, valve droite ; fig. 5 vue externe montrant l'ornementation lamelleuse et la large surface de fixation ; FIG. 6, vue interne montrant l'ornementation de l'empreinte du muscle postérieur ; 7-8, Jeunes de *Pachypteria Gevini* ; 9. Charnière de la valve droite de *Pachypteria.*

Pectinidés, à partir du Jurassique *(Hinnites, Prohinnites, Velata).* et ils doivent être considérés comme des convergences (8) provoquées peut-être par l'influence de biotopes particuliers.

Parmi les *Aviculopectinidae,* la fixation droite est l'une des principales caractéristiques des *Pseudomonotinae.* Le genre *Pseudomonotis,* connu au Pennsylvanien et au Permien, a une coquille offrant encore des traces d'échancrure byssale et une ornementation rayonnante comme *Aviculopecten.* La fixation de la valve droite, qui est générale à l'âge adulte, apparaît souvent très tôt au cours du développement. L'aréa ligamentaire est pourvue d'un résilifère comme *Aviculopecten* (fig. 4).

Dans l'ancien Continent, il nous semble que les *Pseudomonotinae* sont représentés beaucoup plus tôt dans la série stratigraphique par le genre *Pachypteria de* KONINCK, genre connu dans le Frasnien de Belgique *(P. ostreiformis* MAILLEUX), dans le Viséen de Belgique et de Grande-Bretagne *(P. nobilissima* DE KONINCK) et découvert récemment par P. GEVIN (9) dans le Viséen supérieur du Sahara Mauritanien. Les échantillons de la dernière forme, qui appartiennent à une nouvelle espèce, *P. Gevini nobis* [1] atteignent une assez grande taille (fig. 5 à 8) et peuvent être superficiellement confondus avec certaines Huîtres de la Hammada crétacée quand ils ne sont pas recueillis en place, associés à des espèces carbonifères.

Les auteurs ont été certainement déroutés par l'aspect de ce genre puisque DE KONINCK, après l'avoir décrit sous le nom d'*Ostrea,* le place dans les *Aviculidae,* HIND dans les *Ostreidae,* FISCHER, ZITTEL et MAILLEUX, avec doute, dans les *Spondylidae.*

L'ornementation rayonnante n'est conservée chez *Pachypteria* qu'au fond de l'empreinte du muscle postérieur (fig. 6) et dans le jeune âge (fig. 7-8) : l'adulte possède un test épais, dont les aspects divers sont produits par les lamelles d'une couche qui présente un seul type de texture. Une surface de fixation est parfois visible (fig. 5) du côté umbonal de la valve *droite* : ses dimensions varient de 0 au tiers de la surface de cette valve. Le ligament paraît dépourvu de résilifère (fig. 9) et donc être d'un type plus simple que celui de *Pseudomonotis* ; il occupe toute la largeur du bord cardinal et passe sans interruption à la surface du sinus antérieur byssal. Nous avons pu étudier une valve *gauche* très renflée comme celle d'une *Gryphaea* ou d'une *Pycnodonta* (fig. 10-11), provenant du même gisement saharien, qui possède des caractères identiques à ceux de l'espèce type (côtes radiaires au fond de l'empreinte musculaire, sinus antérieur) ; cette valve a l'intérêt d'offrir au-dessous de la région umbonale une dépression qui semble avoir servi à la

1. Décrite dans un ouvrage en cours d'impression : Paléontologie Marocaine, tome II *(Actualités Scientifiques,* Hermann, éd.).

fixation (fig. 11). On peut en conclure que, si *Pachypteria* était généralement fixé par sa valve droite comme les autres Aviculoïdes, ce genre pouvait présenter aussi des formes peut-être tératologiques fixées par la valve gauche comme les Huîtres.

Evolution du ligament.

De ce qui précède nous pouvons conclure que l'évolution ligamentaire tracée par NEWELL doit avoir été un phénomène général

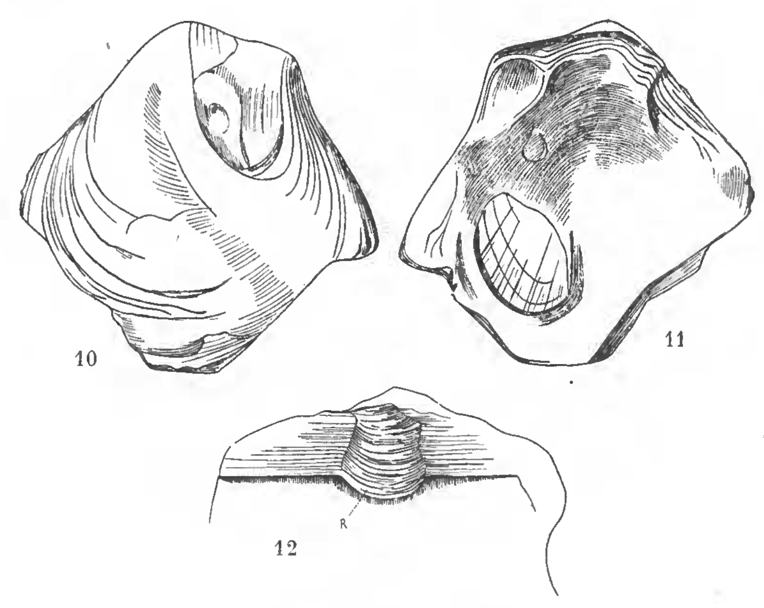


FIG. 10-11, Valve gauche renflée de *Pachypteria Gevini* ; FIG. 10, vue externe montrant la surface de fixation ; FIG. 11, vue interne montrant l'empreinte musculaire ; 12, Charnière de la valve gauche d'*Ostrea* (Ostréidés).
R. résilifère ; L. Ligament résiduel.

parmi les Aviculoïdes et plus particulièrement dans la famille des *Aviculopectinidae*. Le type primitif, qui n'est plus guère représenté à partir du Carbonifère, a de fortes chances de se rencontrer dans les genres gothlandiens et dévoniens, à la base de toutes les sous-familles. L'apparition du résilifère précéda et favorisa sans doute l'internisation et la réduction du ligament, caractères qui conditionnèrent la différenciation des familles plus récentes telles que les *Pectinidae*, les *Spondylidae* et les *Ostreidae*.

Le ligament des *Ostreidae* (fig. 12) est interne, constitué par un résilium élastique de part et d'autre duquel le ligament lamellaire devient épidermique. Ce type est donc assez comparable à celui

de *Limopsis.* On connaît cependant des cas moins simples, celui de *Pernostrea*, où il y a plusieurs fossettes ligamentaires, disposition qui, mimant les *Perna*, forme voisine des *Aviculidae*, paraît d'après Oria (10), se produire même sous forme de variations individuelles dans le genre *Liostrea.*

Quelques mots sur l'ontogénie des Ostreidae.

Il n'est plus à la mode de faire appel à l'ontogénie pour reconstituer la phylogénie des groupes. Cependant, après l'exposé des éléments versés au dossier de l'origine des *Ostreidae*, il semble nécessaire de parler un peu du développement des individus.

Les *Ostreidae* sont l'un des groupes les mieux connus parmi les Lamellibranches grâce aux beaux travaux de Huxley, Jackson, Munier-Chalmas, Félix Bernard et G. Ranson. Ce dernier auteur (11) a montré que les charnières embryonnaires des divers genres sont déjà bien différenciées tant par la forme, le nombre et la disposition des crénelures primordiales que par la position du ligament par rapport au plateau cardinal. Munier-Chalmas et Félix Bernard ont été frappés par l'existence de ce stade dentelé que l'on observe d'ailleurs chez les adultes de certains Lamellibranches et ils l'ont assimilé à une charnière taxodonte. Or, il semble que l'on ait appelé de ce nom toutes les charnières à dents nombreuses et subégales, sans égard aux origines diverses de ces dents. On sait par exemple que la charnière taxodonte des Arcidae est de formation secondaire. Il est également curieux que, chez *Gervilleia*, des dents apparaissent qui miment celles de *Pterinea.* Rappelons seulement que les formes paléozoïques rangées dans le groupe des Cryptodontes *(Praecardiidae, Antipleuridae)* souvent rapprochées des *Aviculidae*, et qui, d'après H. Douvillé (12) avaient probablement aussi un mode de vie byssifère, présentaient à l'état adulte une charnière denticulée dont les crénelures intéressent toute l'épaisseur de la coquille. Il est aussi fort intéressant, à notre avis, de noter qu'un stade de fixation byssale se manifeste au cours de l'embryogénie des Ostréidés, et que, d'après les indications de G. Ranson, c'est le contenu de la glande byssale qui sert à la première soudure de la coquille au substratum. Un tel stade peut être considéré comme un souvenir phylogénétique qui garde l'utilité d'assurer le succès de la fixation directe et définitive.

Conclusions.

Les biologistes qui ont étudié les lois de l'évolution nous apprennent que la succession des stades ontogéniques est souvent modifiée par des phénomènes hétérochroniques (13). Si la fixation byssale apparaît chez les Huîtres qui possèdent encore leur charnière

embryonnaire, c'est vraisemblablement la preuve que les *Ostreidae* sont apparentés aux familles byssifères parmi lesquelles il faut ranger *Aviculidae*, *Aviculopectinidae* et *Pectinidae*. Or, chez celles-ci, les seules formes connues qui soient antérieures aux Huîtres et qui présentent des caractères ostréens sont les *Pseudomonotinae* : la ressemblance avec une huître est même frappante chez *Pachypteria*.

Les seuls caractères différenciant vraiment les *Ostreidae* des *Aviculopectinidae* consistent dans l'ornementation externe et dans la fixation par la valve gauche. Or, on connaît maintenant d'une part des Huîtres triasiques fixées par la valve droite, d'autre part un échantillon de *Pachypteria* fixé par sa valve gauche. Ceci est à rapprocher d'un phénomène de mutation bien connu et qui a pour exemples banaux les sénestres de Gastéropodes ; ces formes, énantiomorphes des individus normaux, sont généralement très rares ; dans certains genres au contraire on rencontre un nombre égal de sénestres et de dextres ; enfin il y a des genres et des espèces sénestres où les formes dextres sont des raretés.

Les faits rapportés dans les pages précédentes donnent à penser que les *Aviculopectinidae*, qui descendent certainement des *Aviculidae*, ont évolué à la fois vers les *Pectinidae* et vers les *Ostreidae*.

Laboratoire de Paléontologie du Muséum.

Références.

N. B. — Une bibliographie très complète des Aviculopectinidés se trouve dans l'ouvrage de Norman D. Newell.

1. R. Etheridge Jr. and W. S. Sun. *N. S. Wales Geol. Surv. Mem.*, 5, pp. 1-39, 1906. — 2. Norman D. Newell. *State Geological Survey of Kansas*, 10, 1937. — 3. Félix Bernard. Éléments de Paléontologie. Paris, 1895. — 3 *bis*. Felix Bernard. *B. S. G. F.*, 3e sér., t. XXIV, pp. 445-448. 1896. — 4. Wheelton Hind. *Paleont. Soc.*, 1896-1905. — 5. L. G. de Koninck. *Ann. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, II, 1885. — 6. F. Frech. *Abh. z. geol. Specialkarte von Preussen und der Thüringisch-Staaten*. 1891. — 6 *bis*. Lameere. Précis de Zoologie. *Publ. Inst. Zool. Torley-Rousseau*, 2e éd. — 7. Jackson. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, XXIII, 1888. — 7 *bis*. H. Douvillé. *B. S. G. F.*, 4e sér., t. X, pp. 634-646. 1910. — 8. C. Dechaseaux. *C. R. S. S. G. F.*, 947, 15, p. 317. — 9. P. Gevin. *C. R. S. S. G. F.*, 1947, 12, p. 243. — 10. M. Oria. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 8e sér., V, 1932. — 11. G. Ranson. *B. S. G. F.*, 5, XII, p. 161, 1942. — 12. H. Douvillé. *B. S. G. F.*, 4, XII, p. 419, 1912. — 13. G. et H. Termier. Paléontologie marocaine. I. Généralités sur les Invertébrés fossiles. *Actualités Scientifiques*, 1947.